Beitrag
zum Studium der Zellverschmelzung.

Inauguraldissertation

ZUR

Erlangung der Doctorwürde

der hohen philosophischen Facultät IIter Section

der Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

ALBERT OSCHMANN

aus

SULZ (Ober-Elsass)

MÜLHAUSEN i. E.
Buchdruckerei J. BRINKMANN
— 1913 —

Beitrag
zum Studium der Zellverschmelzung.

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

der hohen philosophischen Facultät II^ter^ Section

der Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

ACAD.
LUDOVIC.
BIBL.

vorgelegt von

ALBERT OSCHMANN

aus

SULZ (Ober-Elsass)

MÜLHAUSEN i. E.
Buchdruckerei J. BRINKMANN
— 1913 —

Curriculum vitae.

Ich wurde am 15. November 1882 zu Sulz im Ober-Elsass geboren, als Sohn des Chemikers ALBERT OSCHMANN und seiner Gattin EMMELINE geb. WILLIAM. Kurz nach meiner Geburt zogen meine Eltern nach Strassburg, wo mein Vater Director in einer Grossfirma chemischer und pharmaceutischer Präparate wurde. 1889 gründete er ein Zweiggeschäft dieser Firma in Mülhausen Els., welches er später käuflich übernahm. In dieser Stadt besuchte ich das humanistische Gymnasium, welches ich 1900 absolvierte. Zuerst sollte ich Pharmacie studieren, um später das Geschäft meines Vaters zu übernehmen, jedoch sagte mir die kaufmännische Thätigkeit als Lehrling in einer Apotheke so wenig zu, dass ich sie bald aufgab. Hierauf studierte ich Naturwissenschaften in Strassburg, Zürich, Freiburg i. B. und schliesslich in München, wo ich mich im Sommer 1905 immatriculierte. In meinem ersten Studiensemester erkrankte ich infolge eines überheissen Sommers, da ich von jeher die Hitze schlecht vertragen hatte, und vielleicht auch durch Vergiftung durch schädliche Gase im chemischen Laboratorium, an einer Neurasthenie, die sich viele Jahre hinausschleppte und es lange Zeit über zu einem geordneten und fortlaufenden Studium nicht kommen liess. Erst in der letzten Zeit hat sich mein Gesundheitszustand genügend gebessert, sodass ich hoffen kann, die verlorene Zeit nach Möglichkeit nachzuholen.

Albert Oschmann.

Beitrag zum Studium der Zellverschmelzung.

I. TEIL:

Die Ovogenese von Tubifex (Ilyodrilus) bavaricus

von

Albert Oschmann.

(aus dem Zoologischen Institut in München).

Bei der Untersuchung von geschlechtsreifen Tubificiden, fielen mir merkwürdige Befunde an der weiblichen Geschlechtsdrüse auf, die mir das Studium der Eibildung dieser Tiere für notwendig erscheinen liessen. So wurde dieses der Ausgangspunkt zu einer Reihe von Untersuchungen über die Zellverschmelzung, speciell bei Ovogenesen. Die Ovogenese von Tubifex bavaricus kann ich umso eher als ersten Teil dieser Arbeit veröffentlichen, als die Befunde, welche sie ergab, relativ am einfachsten sind und zu den complicierteren bei anderen Objecten direct überführen. Zugleich waren die cellulären Elemente, wegen ziemlicher Grösse, für die Beobachtung der chromatischen Zellstrukturen äusserst günstig, sodass die diesbezüglichen Ergebnisse, welche zum Verständnisse der ganzen Frage von fundamentaler Bedeutung sind, bei dem später untersuchten Materiale, das in mancher sonstigen Beziehung noch interessanter ist, nicht oder mindestens nicht so leicht hätten aufgefunden werden können.

Es war mir vergönnt, diese Arbeit, sowie alle meine zoologischen Studien, im Münchner Zoologischen Institute zu machen und ist es mir eine Freude, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Richard von Hertwig, sowohl für die Mühe, die er sich bei meiner Ausbildung zum Zoologen gab, und seine Güte, Liebenswürdigkeit und die Geduld, welche er mit mir hatte, als auch für seine Unparteilichkeit und das rege Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, meinen tiefempfundensten Dank und Erkenntlichkeit aussprechen zu können.

Auch habe ich bei meinem Studium sehr Vieles dem Assistenten des Münchner Zoologischen Institutes, Herrn Professor Dr. RICHARD GOLDSCHMIDT, zu verdanken, und möchte nicht versäumen, auch ihm von Herzen den schuldigen Dank auszusprechen.

Dann habe ich Herrn Professor W. MICHAELSEN des Naturhistorischen Museums in Hamburg vielmals und herzlichst zu danken, für die grosse Freundlichkeit, welche er hatte, die Tubificide, deren Ovogenese ich untersuchte, zu bestimmen, wobei sich herausstellte, dass es sich um eine neue Art handelte.

SPECIELLER TEIL.

Material und Methoden.

Das Material entstammte dem Tümpel des Münchner Zoologischen Institutes, welcher des öfteren mit Schlamm aus dem Dachauer Moose und der Umgegend des Starnbergersees angefüllt worden war. Die Tiere, welche Februar—März geschlechtsreif sind, wurden aus dem Schlamme isoliert, indem eine kleine Portion desselben auf grossen Tellern mit etwas Wasser verdünnt wurde. Nach Absitzenlassen und nachdem das Wasser sich geklärt hat, kann man die Tiere in der dünnen Schlammschicht deutlich herumkriechen sehen und mit aller Bequemlichkeit mit einer Pincette herausfangen. Hierauf wurden sie von anhängendem Schmutz befreit und in einen mit Leitungswasser gefüllten Teller gebracht. In diesem verblieben sie, mit einem Carton bedeckt (da sie sich in der Dunkelheit in reinem Wasser nicht zusammenknäueln), einige Stunden lang, bis der Darm sich mindestens in den ersten Segmenten des Tieres, welche eingebettet wurden, von seinem Inhalt befreit hatte. Dann wurden die Tiere fixiert und zwar indem jedes einzeln auf einen Objektträger gelegt und vermittels eines Pinsels der Länge nach mit der Fixierflüssigkeit bestrichen wurde, worauf es ganz in die Fixierflüssigkeit kam. Auf diese Art erhält man die Tiere völlig gestreckt. Von Fixiergemischen wurden angewandt ein Sublimatgemisch, welches BUGNION und N. POPOFF in: la spermatogénèse du lombric terrestre, Arch. de Zool. expér. et génér., 1905 T III, angeben (Sublimat 15, conc. Salpetersäure 7,5, Eisessig 2,5, sechzigprocentiger Alcohol 50, dest. Wasser 450); diese Fixation leistete bei meinem

Objekte vorzügliches. Ebenfalls ausgezeichnet fixierten Flemming und Hermann, nur dass man dann nicht die unbegrenzte Auswahl der Farben hat. Die ersten 16 bis 20 Segmente des Tieres wurden abgeschnitten und in Paraffin eingebettet, hierauf in Serienschnitte von 5 μ zerlegt.

Die Schnitte färbte ich teils mit Haemalaun-Eosin (2—4 Stunden in 8 — 10 fach verdünnter Haemalaunlösung, kurz in Eosin), was bei aller Einfachheit der Handhabung eine ausgezeichnete Färbungsweise ist, teils mit Eisenhaematoxylin, ferner mit Carmin nach P. Mayer, Mitt. Zool. Stat. Neapel Bd. 2, referiert in Böhm und Oppel Taschenbuch der Mikroskopischen Technik. Diese Farbe färbte Schnitte sehr intensiv und dennoch durchsichtig, was für eine Färbung sehr angenehm ist, da die übereinanderliegenden Teile sich nicht so leicht verdecken. Jedoch musste ich die Farbe jedesmal neu herstellen, da bei längerem Stehen der grösste Teil des Farbstoffes ausfiel. Dann habe ich noch dreifach Flemming angewandt und zwar nach einer Modification von Winiwarter, nur dass ich, statt Orange, Lichtgrün anwandte, welches sich von den übrigen Farben viel besser abhebt (Safranin alc. 1, Alcohol 50, destilliertes Wasser 50, färben 24 Stunden; destilliertem Wasser abspülen; Gentianaviolett 1, dest. Wasser 100, färben 3 — 4 Stunden; dest. Wasser abspülen; Lichtgrün 0,5, dest. Wasser 100, färben 1 Minute; dest. Wasser abspülen, dann absoluter Alcohol 1 — 2 Secunden, bis sich eben etwas Violett zu lösen beginnt, differencieren in Nelkenöl mit wenig absolutem Alcohol, hierauf reines Nelkenöl, Xylol, Canadaxylolbalsam). Diese Färbung gab sehr schöne Resultate. insbesondere wurde das Grundwabenwerk sehr deutlich gefärbt.

Bevor ich nun an die Besprechung der Ovogenese gehe, möchte ich kurz einiges über die Serierung der Bilder vorausschicken. Die Reihenfolge der ersten Stadien, jüngste Ovogonien, Teilung, Synapsis, kurze Wachstumsperiode, Verschmelzung ergeben sich von selbst und es kann da kein Zweifel herrschen. Innerhalb der Verschmelzungsperiode kann man das Alter einer verschmolzenen Gruppe zunächst an ihrer Grösse erkennen und ob die Kerne zum grössten Teil noch nicht verschmolzen sind, d. h. noch dieselbe Grösse, wie die Kerne der umliegenden Zellen aufweisen (Fig. 63, Taf. III). Das relative Alter weiter vorgeschrittener Gruppen, welche nicht mehr wachsen, kann man an der Grösse und Zahl der Kerne unterscheiden, von denen die erstere

zunimmt, während die letztere immer abnimmt, bis nur ein einziger Kern in der Verschmelzungsgruppe mehr vorhanden ist. (Textfigur 12, Fig. 30, Tafel I, entsprechend Fig. 32, Tafel I). Die weitere Entwicklung bringt nun das aus der Verschmelzung hervorgegangene Ei ausserhalb des Komplexes der übrigen Zellen zu liegen (Fig. 63, Tafel III und Fig. 43, Tafel II). In der zweiten Wachstumsperiode hat man anfänglich zwischen Fig. 43 und Fig. 45, Tafel II, als Criterium die Grösse des Kernes und der Zelle. Von dem Stadium der Fig. 45 an, findet keine Veränderung in der Grösse des Kernes mehr statt, welche ungefähr 45 μ beträgt. Wo demnach die Figuren geringere Dimensionen aufweisen, so rührt es daher, dass nicht der Schnitt mit dem grössten Durchmesser wiedergegeben ist. Ausserdem haben wir in den Verhältnissen des Plasma ein sicheres Kennzeichen für das Fortschreiten in der Entwicklung; schon in Fig. 43 beginnt sich um den Kern eine eigenartige plasmatische Zone abzuscheiden, welche sich stets vergrössert, Fig. 65, Tafel III, Fig. 32, Tafel I, entsprechend dem Kerne auf Fig. 44, Tafel II; in noch späteren Stadien beginnt in dieser Zone die Abscheidung von besonderen Körnchen, welche zur Dotterbildung beitragen und eine ebenfalls immer grösser werdende Schicht marquieren, Fig. 71 und Fig. 72, Tafel III. Bei Auflösung des ersten Nucleolus der zweiten Wachstumsperiode hat nun die Dotterbildung schon eingesetzt, noch ziemlich spärlich und einen Teil um den Kern herum noch wenig berührend, Fig. 73, Tafel III, entsprechend den Kernen auf Fig. 45, 47, 48 und 49, Taf. II.

Hingegen ist die Dotterbildung bei Entstehung des zweiten Nucleolus schon viel weiter vorgeschritten, Fig. 51, und die Dotterkörner sind viel zahlreicher geworden. Immerhin sind aber noch viel plasmatische Substanzen im Ei enthalten und der grösste Teil der Dotterkörner hat die definitive Grösse noch nicht erreicht. Diese Entwicklung schreitet nun immer vorwärts, Fig. 74, Tafel III, Fig. 86, Tafel V, und bei Zerfall dieses zweiten Nucleolus ist sie völlig beendet, Fig. 88 und 89, Tafel V, welcher die Kerne der Figuren 56 und 57 Tafel II entsprechen. Die Stadien der Figuren 58, 60, 61 und 62, Tafel II, können nun wiederum nur auf die Stadien des Zerfalles des zweiten Nucleolus folgen, nicht etwa vorher liegen, da bei ihnen die Dotterbildung völlig beendet ist, ganz abgesehen davon, dass die dichte Kernstruktur sich nur an die Stadien nach Auflösung des zweiten Nucleolus

angliedern lässt. Da zudem die Veränderungen der Kerne, wie aus der Besprechung der Ovogenese hervorgehen dürfte, wohl allein zur Serierung genügten, so denke ich, dass man an ihrer Richtigkeit nicht zweifeln kann.

Einen anderen Punkt möchte ich noch hervorheben. Bei der Besprechung der verschiedenen Stadien der Ovogenese, habe ich, bei der Schilderung der einzelnen Bilder gleich meine Interpretation derselben gegeben und nicht zuerst noch den Befund, ohne Deutung desselben, geschildert, da sich ja dieser aus den Figuren von selbst ergiebt, welche ich steets bestrebt war, möglichst naturgetreu wiederzugeben. Der Leser wird an der Figur sehen können, ob er meiner Interpretation zustimmt oder nicht. Da ich infolgedessen nicht immer denselben Vorgang zweimal durchnehmen musste und eine unnötige Weitschweifigkeit vermeiden konnte, glaube ich hierin im Interesse des Lesers gehandelt zu haben.

Verlauf der Ovogenese.

Die Kerne der jüngsten Ovogonien haben eine auffallende Aehnlichkeit mit denen der peritonealen Zellen. Ihr Chromatin besteht, wie bei diesen, aus kugelrunden Körnchen, die recht regelmässig auf der Kernperipherie verteilt sind (Fig. 1, Taf. I). Nur sind die Ovogonienkerne grösser als die der gewöhnlichen Peritonealzellen, doch kann man von letzteren, zumal denen, die in das Ovar zu liegen kamen, und wahrscheinlich eingewandert sind, alle möglichen Uebergänge bis zur Grösse der Kerne der Ovogonien finden (vergl. oben citierte Fig. 1, Taf. I). Gross sind hingegen die Unterschiede in der Färbbarkeit der chromatischen Teile dieser jüngsten Ovogonien, sowohl mit denen der Peritonealkerne, als auch der Ovogonien des unmittelbar folgenden Stadiums. Während das Chromatin der zwei letzteren Gruppen sich intensiv basisch färbt, also z. B. nach Doppelfärbung mit Haemalaun-Eosin eine tiefblaue Färbung durch den Haemalaun annimmt, zeigt das Chromatin der jüngsten Ovogonien eine starke Affinität zu den sauren Farbstoffen, tingiert sich also bei obiger Färbung rot durch Eosin oder mindestens rot-violett (vergl. ebenfalls Fig. 1, Tafel I).

Diese Tatsache liesse sich sehr wohl damit in Einklang bringen, dass es sich, wie ich schon oben berührte, um eine Ent-

stehung der Ovogonien aus den Peritonealzellen handelt; wir können bei jeder Ovogenese in späteren Stadien die Beobachtung machen, wie beim Eintritt in eine neue Periode, bei offenbar starker Inanspruchnahme des Kernes, die Farbenaffinität seiner chromatischen Substanzen umschlägt, und eine analoge starke Inanspruchnahme dürfte wohl bei der Umbildung der Peritonealzellen in Ovogonien gegeben sein.

Die Ovogonienkerne besitzen einen kleinen, meist central gelegenen, bläschenförmigen Nucleolus, der ebenfalls mit sauren Farbstoffen sich färbt und zu geringe Dimensionen besitzt, um eine bestimmte Structur erkennen zu lassen. Es sieht aus, als ob feine, schwer sichtbare, ungefärbte, und daher nur durch verschiedene Lichtbrechung erkennbare Fasern von ihm zur Kernperipherie ziehen, dort die einzelnen Chromatinkörnchen netzwerkartig verbindend.

Das Plasma tingiert sich acidophil, weist hie und da dichtere Schollen auf und lässt auf diesem Stadium absolut keine Zellgrenzen unterscheiden, was ebenfalls in der Abstammung der Gonaden seine Erklärung finden würde.

Das Chromatin nimmt später in den Ovogonienkernen eine intensiv basische Färbbarkeit an, verteilt sich, in feinere Körnchen zerfallend, auf dem Reticulum, die Bahnen zum Nucleolus treten deutlicher hervor, offenbar durch Imprægnation mit chromatischen Teilchen, der Nucleolus selbst erscheint aus mehreren Bläschen zusammengesetzt, und so haben wir denn das typische Bild des leider als „Ruhe"-Kern bezeichneten Stadiums (Fig. 1, Taf. I).

Diesen Kernen findet man dicht angelagert und sie zum Teil kappenartig umschliessend, scharf umschriebene, intensiv färbbare (acidophil) Gebilde, in denen manchmal festere Schollen zu unterscheiden sind (Fig. 1, Taf. I, die Kerne rechts in der Figur). Dieselben werden später im Plasma aufgelöst, welches, von diesen Stadien der Eibildung an, eine intensiv basische Färbbarkeit annimmt, die es unverändert bis gegen Ende der Genese beibehält, bis fast sämtliche ausserhalb des Kernes befindlichen Substanzen sich in deutoplasmatische verwandeln.

Inmitten der soeben beschriebenen Ovogonien findet man die Teilungsbilder, von denen ich zwei in Fig. 2, Taf. I wiedergegeben habe. Ich kann es, an Hand des zur Zeit untersuchten Materiales, nicht entscheiden, ob dieselben aus den letzteren Ruhekernen entstanden sind, oder nicht schon aus den jüngsten,

metamorphosierten, Ovogonien, da mir nur Tiere, die schon reifere Eier enthielten, vorlagen, und bei solchen die Ovarialteile jüngeren Stadiums, falls noch vorhanden, spärlicher geworden sind. Da nun in diesen sowohl jüngste Ovogonien, als auch Ruhekerne, Teilungen, Synapsisbilder und ihre Auflösung regellos durcheinanderliegen, ist eine Serierung in Bezug auf die Teilung unmöglich. Doch dürfte diese Frage für die vorliegende Untersuchung belanglos sein. Die Beobachtungen, die ich bei den Teilungsstadien machte, spielen für das Verständnis des Verlaufes der Ovogenese keine Rolle und so werde ich sie, um Wiederholungen zu vermeiden, im allgemeinen Teile, im Zusammenhange mit der Richtungsspindelbildung, besprechen.

Nach der Teilung hätten wir dann wieder Ruhekerne, wie die oben beschriebenen, hierauf folgt, der Lagerung im Ovar nach zu urteilen, offenbar sehr schnell die Synapsis. In dieser finden wir die typischen Bilder, entweder ein langes aufgewickeltes und oft polar zusammengeknäueltes chromatisches Band (eigentliche Synapsis), wie in Fig. 93 und 94, Tafel V, oder, aus diesem hervorgegangen, einzelne chromatische Schleifen (Bouquetstadium), Fig. 95, 96, 97. Die Kernsubstanzen müssen in starker Strömung begriffen sein, wie gerade das Zusammenballen des Knäuels und die polare Anordnung beweisen, und es muss im Kerne ein ziemlicher Druck entstehen, wie z. B. Fig. 98 erkennen lässt, bei welcher die von Chromatin freie Kernhälfte stark vorgewölbt wird. Es mag daher nicht wunderbar erscheinen, wenn hierbei hie und da Zerreissungen entstehen und von den spitzen chromatischen Schleifen die eine oder andere durchbricht und in das Plasma zu liegen kommt, wie Fig. 97 einen solchen Vorgang unter vielen darstellt. Ferner ragt oftmals ein Ende der chromatischen Schleife weit über den normalen Kernbezirk hinaus, wie in Fig. 100, 101 und 102, und dürfte wohl nachträglich vom Kerne abgeschnürt werden, ja manchmal verläuft diese Schleife sogar über den normalen Zellbezirk, wie in Fig. 101 und 102. (Für den Kern der Figur 102 lag diese Schleife nicht in der optischen Ebene, sondern fast senkrecht dazu, man sieht daher auf der Figur nur ihre Projection. In Wirklichkeit ist sie viel länger wie die Schleife der Figur 101). Um Kunstproducte kann es sich hierbei nicht handeln, z. B. durch das Messer herausgerissene Teile, da diese chromatischen Schleifen den Schnitt in verschiedenen optischen Ebenen durchziehen, ferner manchmal

so gross sind, dass sie in der Form, welche sie aufweisen, keinen Platz in dem Kerne gefunden hätten. Es ist wahrscheinlich, dass aus jedem Kerne, mindestens aus den meisten Kernen, bei der Synapsis etwas Chromatin in das Plasma gerät, denn nach Ablauf dieses Stadiums sieht man im Plasma jeder Zelle bei Eisenhaematoxylinfärbung eine Menge kleiner, runder Kügelchen, die sich intensiv schwärzen und kein anderes Aussehen haben, wie die Chromatinkörnchen im Kern selbst (Fig. 107 und 108). Dieselben werden später aufgelöst; man findet sie in keinem anderen Stadium der Ovogenese.

Inmitten der Synapsiszellen fielen mir eine Reihe von Kernen auf, von unterschiedlicher, aber steets winziger Grösse, die nie eine „ruhende" Kernfigur aufwiesen, mit Nucleolus und Kernnetz, sondern immer individualisierte, stark chromatisch sich tingierende Schleifen oder Körner zeigten, wie die Synapsiskerne selbst (Fig. 100, 103, 104, 105, 106). Eine Erklärung als degenerierende Kerne ist nicht stichhaltig, denn einmal sind sie viel zu klein, um degenerierende Ovogonien sein zu können, und dann gibt es keine Degeneration, bei der zuerst differente Chromosome gebildet würden. Eingewanderte Zellen können es ebensowenig sein, denn das Tier hat keine derartigen Zellen, weiter spricht die Kernstructur mit differencierten chromatischen Elementen ebenfalls hiergegen. Infolgedessen halte ich es für wahrscheinlich, dass es sich um abgeschnürte Teile aus Synapsiszellen handelt; einmal weil ich die Gebilde nur inmitten von solchen gefunden habe, dann weil die Structur ihrer chromatischen Teile identisch ist, mit derjenigen der Kerne bei Auflösung der Synapsis. Ausserdem wird dieser Prozess durch Fig. 105 und 106 und ganz besonders durch Fig. 103 höchst wahrscheinlich gemacht. Betrachtet man ferner Fig. 101 und 102, so ist es sehr leicht denkbar, ja fast zu postulieren, dass das Ende der chromatischen Schleife, welches soweit über das Zellgebiet ragt, abgeschnürt und einem Miniaturkerne Entstehung geben würde. Diese Verhältnisse sind sicherlich nicht normaler Natur, jedoch scheinen die Zellen, unbeschadet derselben, weiter leben zu können, da Degenerationen von Zellen äusserst selten vorkommen, während man die oben beschriebenen Processe (Abschnürung von Kernteilen oder Chromatinschleifen) relativ häufig findet. Der Umstand, dass die Kerne sehr dicht aufeinander liegen und bei Synapsis noch anschwellen, sich also gegenseitig pressen, möchte solche Abschnürungen begünstigen.

Dieselben Ursachen dürften auch die in Fig. 109 wiedergegebene Erscheinung hervorgebracht haben, dass ein Kern sich vollständig in zwei Teile teilt, was zu den grössten Seltenheiten bei dieser Eibildung gehört, da ich nur diesen einen Fall beobachtet habe, der sicherlich einem Zufall zuzuschreiben ist.

Die oben beschriebenen Miniaturzellen degenerieren pycnotisch und werden nachher aufgelöst.

Ich habe noch nachzuholen, dass man in den meisten Synapsiskernen einen Nucleolus vorfindet, Fig. 93, 98, 99, 100 (der eventuell auch nur einen Restkörper des Nucleolus darstellen kann). Vielleicht ist ein solcher in allen Kernen vorhanden und nur manchmal durch die Chromosomenschleifen verdeckt. Dieser Nucleolus färbt sich mit Eisenhaematoxylin tief schwarz, mit Haemalaun-Eosin dagegen ganz durchsichtig rot, sodass er sich vom Chromatin der Chromosome unterscheidet.

Die Auflösung der Synapsis zeigt keine Besonderheit und hierauf folgt eine kurze Wachstumsperiode, die ich, zum Unterschiede von der späteren Wachstumsperiode des unreifen Eies, als die erste bezeichnen möchte.

Die Ovocyte wächst in dieser nicht besonders heran, ihr Kern wird vielleicht doppelt so gross, wie zu Beginn (Fig. 1 gegen Fig. 10, Taf. I), wichtig ist jedoch, dass viel Plasma gebildet wird, sodass die Kerne weit auseinander rücken und um sie eine beträchtliche plasmatische Zone entsteht, welche die Zellgrenzen nunmehr auf das deutlichste hervortreten lässt (vergl. Fig. 65, Taf. III, und in den Fig. 63, 66, 67, 68, Taf. III, und den Textfiguren auf Seite 12 und 13 die Zellen um die Verschmelzungsheerde).

Hierauf treten die Ovocyten in eine neue Periode ein, in welcher die einzelnen Zellen ihre Selbständigkeit aufgeben, nämlich in die Verschmelzungsperiode. In dieser verschmelzen sie schubweise in Mengen zu einem grösseren Complex, zuerst die Plasmamassen, in denen, wie syncytial, die Kerne zu liegen kommen, dann die Kerne, viele zugleich, oder einer um den anderen, wie es die Lage ergiebt, zu einem einzigen grossen Keimbläschen. Die Fig. 63 und 64, ferner 65 bis 70, Taf. III, und die Textfiguren, welche nur wenige Bilder aus einem sehr viel grösseren Material darstellen, mögen den Verlauf dieses Processes illustrieren.

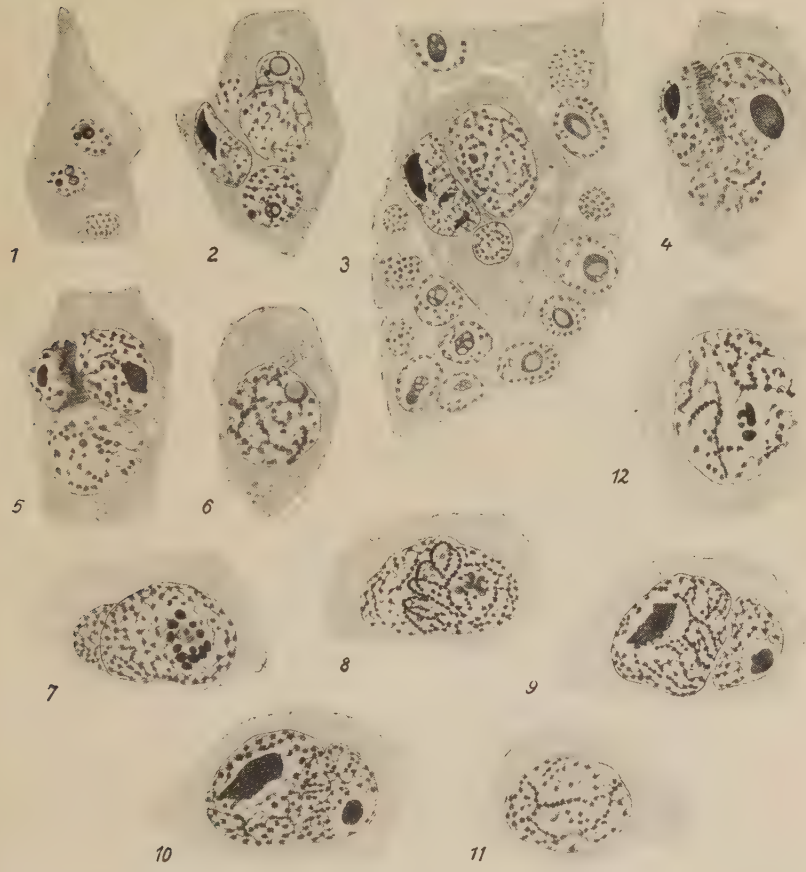
Die Fig. 63 auf Taf. III zeigt eine ganz junge, noch kleine Verschmelzungsgruppe. Das Plasma der Zellen ist zusammen-

geflossen und scheint noch Reste von nicht vollständig aufgelösten Zellwänden aufzuweisen. Die Kerne haben teils noch dieselbe Grösse, wie die umliegenden Ovocytenkerne, sind also noch unverschmolzen, teils sind sie eben im Begriff sich zu vereinigen wie die zwei Kerne rechts auf Fig. 63, Taf. III, und Fig. 64, Taf. III, die den folgenden Schnitt wiedergiebt, oder sie sind gerade aus einer Verschmelzung hervorgegangen, wie der Kern links in der Gruppe, was sich an seiner Structur leicht erkennen lässt. (In Fig. 20 und 21 auf Taf. I ist derselbe Kern in zwei optischen Ebenen stärker vergrössert gezeichnet.)

Gruppen, wie die eben besprochene, werden durch Hinzutreten der umliegenden Zellen weiter vergrössert und die Fig. 66 bis 70, Taf. III, die aufeinanderfolgende Schnitte wiedergeben, stellen uns einen auf diese Weise entstandenen, älteren und bedeutend grösseren Complex vor. Im Verschmelzungsheerde liegen (es ist nur ungefähr die Hälfte der Schnitte der Serie dargestellt) eine beträchtliche Anzahl Kerne, von denen ein Teil aus grösseren, durch Verschmelzung entstandenen, besteht, während andere noch klein und unverschmolzen sind. Mehrere Kerne der Gruppe sind gerade im Begriff, sich zu vereinigen, wie uns z. B. die Fig. 25, Taf. 1 (die zwei Kerne rechts) zeigt, welche stärkere Vergrösserungen solcher Kerne giebt. Der erste Schnitt ist in Fig. 65, Taf. III dargestellt und trifft nur die umliegenden Zellen der Verschmelzungsgruppe, dann beginnt auf dem nächsten Schnitte, Fig. 66, diese Gruppe selbst, die sich, wie die Fig. 68 und 69 zeigen, noch secundär durch weiteres Einbeziehen von Zellcomplexen vermehrt.

Die Textfiguren 1 bis 6 geben uns einen andern Verschmelzungsheerd wieder, der ungefähr gleiche Grösse, wie der vorhergehende besitzt, dagegen wegen der vorgeschrittenen Kernverschmelzung, grössere und infolgedessen weniger zahlreiche Kerne aufweist. Wir finden einen Kern (der in den Textfiguren 3 und 4 linksgelegene), welcher gerade aus Verschmelzung mit einem daruntergelegenen Kerne entstanden ist, und sich schon wieder mit dem rechts von ihm liegenden Kerne zu vereinigen beginnt. (Textfigur 4 und 5 und Fig. 26 auf Tafel I, welche die Verhältnisse genauer darstellt), während dieser letztere Kern selber ebenfalls im Begriffe ist, einen anderen Kern einzubeziehen (Textfigur 2). In dieser Gruppe habe ich auch das einzige Mal beobachten können, dass Kerne bei der Verschmelzung degenerierten. Es handelt sich dabei um drei winzige Kerne, welche

die Verschmelzungsgrösse noch nicht erreicht haben und offenbar zufällig einbezogen wurden. Sie degenerieren durch tropfigen Zerfall ihres Chromatins, das sich (Färbung mit Haemalaun-Eosin) leuchtend hellrot und ganz durchsichtig tingiert, sodass sich diese Kerne auf das deutlichste von den normalen verschmelzenden



unterscheiden: In Textfigur 1 sind von den drei kleinen Kernen, die zwei oberen in Degeneration begriffen, während der untere Kern, der offenbar gerade eindrang, noch unverändert ist und sich intensiv blau (mit Haemalaun) färbt. Auf der nächsten Textfigur 2 sieht man, dass auch die Substanzen dieser degenerierenden Kerne von den anderen aufgenommen und verwendet werden können, da das ebenfalls degenerierende Kernchen, ober-

halb von dem grossen Kerne, von letzterem aufgesaugt wird. Ein Vergleich der Grösse dieser tropfig zerfallenden Kerne mit den Kernen der umliegenden Zellen auf Textfigur 3 zeigt, dass die ersteren für die Verschmelzung unmöglich reif sein konnten,

und erklärt somit diese Degeneration. Es handelt sich also um ein Zufallsbild, das aber insofern interessant ist, als es uns zeigt, dass degenerierende Kerne, die in Verschmelzungsgruppen vorkommen würden, ganz auffällig sich wahrnehmen lassen müssten.

Von einem gewissen Stadium an werden keine weiteren Zellen mehr einbezogen, und wir finden dementsprechend in solchen Gruppen immer weniger und dafür umso grössere Kerne, bis schliesslich alle zu einem einzigen Keimbläschen zusammen-

geflossen sind. So liegen in dem Complex, den die Textfiguren 7 bis 11 wiedergeben und der ebenfalls die ungefähr gleichen Dimensionen, wie die zwei vorhergehenden aufweist, nur noch vier grosse Kerne von denen drei noch im Begriffe sind, sich zu

vereinigen; der linksgelegene Kern verbindet sich, nach Textfigur 8, mit seinem rechts über ihm liegenden Nachbar und beginnt wiederum mit dem unter ihm gelegenen Kerne zu verschmelzen (Textfigur 10). Der vierte Kern liegt auf dem späteren Schnitt, Textfigur 11.

Die Textfiguren auf Seite 12 und 13 geben einzelne Schnitte aus jeweils einer verschiedenen Gruppe wieder.

Endlich zeigt Textfig. 12 auf Seite 11 einen Schnitt durch einen Verschmelzungsheerd, der nurmehr einen einzigen grossen Kern aufweist. Der ganze Ovarialcomplex, der einem grösseren Eie anliegt, ist im Uebersichtsbilde, Fig. 32 auf Taf. I, bei schwächerer Vergrösserung (250 ×) wiedergegeben.

Es erübrigt nun die chromatischen Structuren und die des Nucleolus und ihre Veränderungen, sowohl vor Beginn der Verschmelzungsperiode, als auch während des Verlaufes derselben durchzunehmen. Die Figuren 3 bis 19 auf Tafel I stellen uns die Kernverhältnisse der Ovocyten, bei Ende der ersten Wachstumsperiode, dar. Betrachten wir die Nucleolen, so fallen uns einerseits ihre riesigen Dimensionen auf, wie in Figur 3, 4, 10, 11, 12, 18, die uns wohl schon zu schliessen erlaubten, dass die Nucleolen nicht zu den unwichtigsten Bestandteilen für das Zellleben gehören könnten, falls man überhaupt von mehr oder weniger wichtigen Bestandteilen sprechen dürfte. Dagegen finden wir in anderen Kernen, wie auf Figur 8, 13, 14, 15, nur mehr geringe Teile von Nucleolen und die Figuren 5, 6, 7, 9 zeigen uns, wie der Nucleolus sich zerteilt und zerstückelt, sodass wir alle Uebergänge finden, zwischen einem einheitlichen grossen Gebilde, und geringen Resten. Bei dem einen Typus enthält der Nucleolus in seinem Inneren eine grosse Blase (Fig. 3, 4, 10, Tafel I) und man sieht oft in dieser ein chromatisches Reticulum, das ganz einem Kernnetze gleicht (Fig. 18 und 16, die Zelle links, auch in Fig. 10 erkennbar). Wir werden auf einem viel späteren Stadium (nämlich der Bildung des vorletzten Nucleolus vor der Reifespindel (Fig. 51, 52, Tafel II) erkennen können, worauf dies zurückzuführen ist. Um diese grosse Vacuole herum, liegen eine beträchtliche Zahl kleinerer Bläschen, die, je nach Menge der vorhandenen chromatisch sich tingierenden Bestandteile, bald vacuolär, bald granulös aussehen. Die Figuren 5, 6, 7, 8 und 9 zeigen uns, wie Nucleolen des eben besprochenen Typus Teile abschnüren und sich zerlegen. Bei den Nucleolen

der Figuren 6 und 7 wird wohl die grosse Vacuole geplatzt sein, und dadurch sind die umliegenden Bläschen und Körner frei zu liegen gekommen. Eine von der vorigen etwas verschiedene Gestalt besitzen die Nucleolen der Figuren 11 und 12; diese wurden offenbar nach einem, ein wenig abweichenden Vorgange gebildet, wie wir ihn auf einem späteren Stadium, der Bildung des letzten Nucleolus vor der Reifespindel (Figur 59, 60, 61, Tafel II, vergl. auch S. 27), erkennen werden. Die Figuren 13 und 14 geben wohl durch Zerfall von Nucleolen der letzten Art entstandene Bilder wieder.

Das im Kern suspendierte Chromatin liegt besonders in Nähe der Kernmembran angehäuft und zu dieser ziehen vom Nucleolus (Fig. 10, 11, 12) mehr oder minder färbbare Fasern, an welchen derselbe gleichsam aufgehängt erscheint. Diese Fasern bleiben ebenfalls sichtbar, wenn der Nucleolus sich schon zerstückelte (Fig. 5, 8, 13, 14). Die eigentliche Kernstructur, die auch an besonders vorteilhaft fixiertem Material und in den späteren Stadien, in denen die Kernstructuren viel dichter geworden sind, direct erkennbar ist, wird man vielleicht folgendermassen ausdrücken können: Die Kerngrundsubstanz bildet ein Schaum oder Wabenwerk. Die Chromatinkörnchen circulieren in den Wabenwänden, liegen zumeist in den Wabenecken und verteilen sich besonders an der Kernmembran, die selber durch die letzten, wohl besonders stark imprägnierten Wabenwände dargestellt sein dürfte. (Man vergleiche hierzu das viel spätere Stadium der Fig. 51, Taf. II, bei welcher auf der Kernmembran ein deutliches Wabenwerk zu sehen ist.) Ungefähr in der Mitte des Kernes befindet sich der Nucleolus. Diejenigen Wabenwände, welche gerade besonders viel tingierbare Bestandteile enthalten, treten im Bilde deutlicher, ja vielfach allein hervor, und diese stellen infolgedessen das sogenannte chromatische Kerngerüst dar, in welchem der Nucleolus, gleichsam wie in einem Spinngewebe, aufgehängt erscheint.

Es fragt sich nun, was liefert der Nucleolus bei seinem Zerfall. Hierüber geben uns schon die Figur 16, in der Zelle rechts, und Fig. 17 auf Tafel I Aufschluss, und spätere Stadien der Ovogenese werden uns keinen Zweifel mehr darüber lassen können. In Figur 16 entspringt von dem Nucleolus der rechts liegenden Zelle strahlenartig eine Menge chromatischer Körner. Der Rest des nurmehr blass gefärbten Nucleolus ist noch vor-

handen. In Figur 17 ist auch ein solcher vollständig verschwunden und an seiner Stelle liegen eine Menge intensiv sich färbender chromatischer Körner, die sich übrigens von den auf dem Kernnetze liegenden durch ihre viel regelmässigere Gestalt unterscheiden. Auch über den zerfallenden Teilen der Nucleolen der Figuren 8 und 13 liegen überall chromatische Körner, besonders deutlich in Fig. 15, doch liess die grössere Verteilung im Kerne keine so sichere Diagnose über ihre Provenienz zu. Also schon aus diesen Befunden kann man schliessen, dass aus dem Nucleolus Chromatin entsteht und die Bildung von solchem wohl seine Aufgabe sein wird.

Was geschieht nun weiter, wenn der Nucleolus sich ganz aufgelöst hat? Das beantwortet uns auch schon in dieser Periode, die der Verschmelzung vorangeht, der interessante Zellkern, den die Fig. 19 Tafel I darstellt. In ihm finden wir den alten Nucleolus verschwunden und statt seiner eine grosse Zahl chromatischer Körner, inmitten dieser bildet sich ein winziger, rötlich sich färbender Nucleolus auf's Neue. Den homologen Process werden wir im Verlaufe der Ovogenese sehr oft näher verfolgen können.

Die Verschmelzungsperiode bestätigt uns die obigen Befunde in vielleicht noch präciserer Form. Bei jeder Verschmelzung, also Aufgabe der Selbständigkeit des Kernes, zerfällt der Nucleolus. Diese Tatsache zeigt uns, dass der Nucleolus das empfindlichste und individuellste Zellorgan ist, welches bei Aenderung des Zustandes des Kernes, unter dem er gerade arbeitete, bei Decentralisierung der Kernthätigkeit, wie eine solche durch Verschmelzung notwendig herbeigeführt wird, seine Function sofort einstellen muss. Eine solche Empfindlichkeit kann wiederum allein einem sehr activen Organe zukommen. In Fig. 63 und 64, Tafel III, besitzen die zwei Kerne rechts, die gerade nur zu verschmelzen beginnen, noch ihre Nucleolen, dagegen lösen sich im Kerne links, der aus Verschmelzung soeben hervorging, die Nucleolen auf, und man sieht an ihrer Stelle, ausser grösseren, noch nicht zerfallenen Bruchteilen, eine Menge intensiv färbbarer, chromatischer Kügelchen (Fig. 20 und Fig. 21 auf Tafel I, die den Kern stärker vergrössern und zwei optische Ebenen durch denselben Schnitt darstellen). Desgleichen ist der Nucleolus aufgelöst bei dem über dem letzteren gelegenen Kern (Fig. 21, Tafel I), der wohl auch schon durch Vereinigung von zweien gebildet

wurde, ja schon in dem oberhalb dieses letzteren (in Fig. 63, Tafel III) gelegenen kleinen Kerne hat sich der Nucleolus total zerstückelt, wie Fig. 22 auf Tafel I zeigt.

In Fig. 25, Tafel I, die den Schnitt der Fig. 70, Tafel III, der oben besprochenen Gruppe stärker vergrössert, sehen wir in dem grossen Kerne links den Nucleolus in mehrere Stücke zerfallen und um diese, ihnen teilweise noch angelagert, regelmässig conturierte, chromatische Körner, die daraus gebildet wurden. Im Kerne rechts in der Gruppe ist der Nucleolus so gut wie vollständig zerstückelt und seine Bruchteile verteilen sich auf dem Kernnetze. In dem mittleren oberen Kerne ist von dem ursprünglichen Kernnetze gar nichts mehr zu sehen und nur die Nucleolenteile treten hervor. In dem oberen Kerne der Textfigur 7 und 8 ist der Nucleolus ebenfalls zerfallen, während er in den zwei darunter gelegenen Kernen (Textfigur 9 und 10) eine verklumpte Masse vorstellt, die nichts mehr von einer nucleolären Structur besitzt und später zerfallen wird, wie der vierte Kern der Gruppe, von dem ein Schnitt in Fig. 29, Tafel I, genauer dargestellt ist, uns zeigt. Dasselbe gilt für die Nucleolen der Textfiguren 3, 4, 5, welche in der Fig. 26, Tafel I nochmals dargestellt sind. Nach Figur 31, Tafel I, zerfliessen teilweise solche Gebilde.

Wenn zwischen einer Verschmelzung bis zur nächstfolgenden einem Kerne etwas Ruhezeit bleibt, so bildet er sofort wieder einen neuen Nucleolus, wie der Kern der Textfigur 6 zeigt, dessen Structur auf Fig. 27 und Fig. 28, Tafel I (aufeinanderfolgende Schnitte) präciser wiedergegeben ist. Auf der ersten dieser zwei Figuren sehen wir, wie ein junger Nucleolus mit grosser, innerer Vacuole, um die erst nur wenige, substanzarme Bläschen angeordnet sind, gebildet wird, während auf dem nachfolgenden Schnitte ersichtlich ist, wie die früheren Nucleolen sich zu einem Geflechte aufgelöst haben. Desgleichen können auch alle riesigen, zerklumpten oder zerfallenden Nucleolenreste der Fig. 26, 31, 25, Tafel I, nur von nach Verschmelzung neu entstandenen Nucleolen herrühren, wie ein solcher durch den Nucleolus der Fig. 24 Tafel I offenbar dargestellt wird (in Fig. 23, der nächste Schnitt von Fig. 24, sind noch Reste der alten Nucleolen zu sehen).

Die durch Zerfall der Nucleolen frei gewordenen chromatischen Substanzen verteilen sich zu einem Netzwerk und man findet sie oft zwischen den Teilchen der alten Structur, durch

ihre regelmässigere Form und bessere Färbbarkeit erkennbar, während die Elemente der früheren Structur unregelmässig conturiert sind und einen mehr corrodierten Character aufweisen (Fig. 23, Tafel I). Jedoch zerfällt seinerseits das alte Chromatingerüst und zwar entstehen aus den grösseren Schüppchen und ihren Ansammlungen feine Fasern, die sich durch den ganzen Kern verbreiten (ebenfalls die gleiche Fig. 23). (Wir werden in der nächsten Periode, bei Anwachsen der Zellelemente erkennen können, dass diese Fasern aus aneinander gereihten Körnchen oder Bläschen (Fig. 45, Tafel II) zusammengesetzt sind und den ganzen Process genauer verfolgen können). Es wird somit ein dichteres und ein feineres chromatisches Kerngerüst wahrnehmbar, Unterschied, welcher naturgemäss auch auf den früheren Stadien vorhanden sein musste, jedoch, der Kleinheit der Elemente wegen, noch nicht so leicht erkennbar war.

In dem unteren Kerne auf Fig. 26 Tafel I (Textfigur 4 und 5) ist eine spontane Umwandlung des grössten Teiles der gröberen Kernstructur in die feinere eingetreten und man sieht die hierdurch entstandenen Fasern dicht verstrickt gegen den oberen Kern gelagert. Bemerkenswert ist, dass nur diejenige Partie des Kernes, welche durch den vor der Verschmelzung links gelegenen Teil hergestellt wird, diese Umwandlung zeigt, während der andere Teil, der aus dem rechten Kerne entstanden ist, von dieser plötzlichen Veränderung nicht berührt wird. Die Sache ist an und für sich leicht erklärlich, denn jeder Kern hatte vor der Verschmelzung seine besondere Entstehungsgeschichte, von der er auch nach derselben physiologisch noch abhängen muss, und es hätte einen colossalen Zufall gebraucht, besonders bei den intensiven Veränderungen in der Verschmelzungsperiode, wenn die beiden Kerne zu derselben Zeit gerade in dem genau gleichen Stadium hätten sein sollen. Diese, nach der Verschmelzung noch eine gewisse Zeit andauernde Selbstständigkeit der Stoffe der einzelnen Kerne, sodass durch die blosse Verschmelzung nicht eine neue Einheit und Kernindividualität entsteht, sondern diese erst langsam gebildet werden muss, werde ich im allgemeinen Teile, bei Besprechung der Verschmelzung noch durch andere Befunde erläutern können.

Die neue grosskörnige chromatische Structur, welche aus dem Nucleolus entstanden ist, wird natürlich dasselbe Schicksal haben, wie ihre Vorgängerin und später ebenfalls zu einer feineren

zerfallen, denn bei jeder neuen Verschmelzung geht dieser Process vor sich, und so folgen denn, mit den Verschmelzungen, einerseits die Nucleolengenerationen aufeinander, andererseits die Generationen der dichten und weiter diejenigen der feinen chromatischen Geflechte, sodass jedesmal die eine Phase aus der nächst höheren Phase der vorhergehenden Generation entsteht. So bilden also nach einer Verschmelzung die Nucleolen der zusammengeflossenen Kerne die dichte chromatische Structur des neuen Kerns, ihre dichte chromatische Structur das feine chromatische Geflecht. Was nun das letztere anbetrifft, so will ich gleich einer besseren Uebersicht wegen vorausgreifen, dass dieses in die Bildung des neuen Nucleolus eingeht (wie wir bei der Entstehung des vorletzten Nucleolus vor der Reifeteilung, Fig. 51 und 52, Tafel II, genau werden verfolgen können), sodass der ganze Umbildungsprocess cyclisch verläuft.

Durch die Vereinigung der Substanzen vieler Kerne zu einem einzigen, und vielleicht auch durch nebenbei verlaufende Neubildungen von Kernstoffen, wird die Structur der Kerne, bei zunehmender Verschmelzung immer dichter und reicher an chromatischen Bestandteilen Die Figur 29 auf Tafel I zeigt den Kern der Textfigur 11 (ein anderer Schnitt) stärker vergrössert und man erkennt in ihm ein reichliches Flechtwerk feiner chromatischer Fasern mit sehr viel dichtem chromatischem Gerüst und eine Menge grosser chromatischer Schollen, die von Nucleolen herrühren.

Im einzigen Kerne der Gruppe der Textfigur 12, von der Fig. 30 auf Tafel I einen Schnitt wiedergiebt, findet man, bei Durchsicht der Serie viele Reste von verschiedenen Nucleolen und die ganze, innere Kernconfiguration zeigt auf's Deutlichste, dass es noch zu keiner einheitlichen Kernstructur gekommen ist (vergl. z. B. mit dem späteren Stadium auf Fig. 43, Tafel II).

Nachdem sämmtliche Kerne sich vereinigt haben, rundet sich der Verschmelzungscomplex ziemlich ab, und tritt aus dem Verband der ihn umgebenden Zellen heraus, dem er noch eine Zeitlang anliegen kann (Fig. 63 Tafel III, Fig. 65—67 Tafel III, Fig. 32 Tafel I und die Textfiguren auf S. 13). Die anderen Zellen schliessen wieder zusammen, um so wiederum eine neue Verschmelzungsgruppe geben zu können.

Der eben besprochene Verschmelzungsprocess, dass sofort eine Menge central gelegener Zellen inmitten eines grösseren

Complexes verschmilzt, um dann später noch weiter die am Rande gelegenen Zellen einzubeziehen, ist der typische und weitaus häufigste, der steets eintritt, wenn viel Zellen vorhanden sind. Nun giebt es aber manchmal Partien im Ovar, bei denen dasselbe zwischen anderen Organen nur als ein dünner Strang sich durchziehen kann, oder wo, nach einer beendeten Verschmelzung, nur noch wenige Zellen übrig bleiben. In solchen Fällen können nicht auf einmal viele Zellen sich vereinigen, da nur wenige zusammenstossen, sondern es verschmilzt eine geringe Zahl, oftmals zuerst gar nur zwei — es sind selbstverständlich alle Combinationen möglich — die dann einen einheitlichen Kern bilden, darauf wiederum eine oder zwei Zellen einbeziehen, wonach diese Kerne mit den anderen verschmelzen u. s. w. Es liegt darin kein wichtiger Unterschied mit der anderen Verschmelzungsart und die Abweichung ist nur in den Bedingungen des Quantums und der Verteilung der Zellen gegeben. Um nicht die Figuren unnötig zu vermehren, habe ich es unterlassen, von diesem, an und für sich ganz selbstverständlichen Vorgang, Abbildungen zu geben.

Fassen wir die Resultate der Beobachtung der chromatischen Veränderungen während der ersten Wachstumsperiode und der Verschmelzungsperiode kurz zusammen, so ergiebt sich, dass der Nucleolus grössere, dichtere, intensiv färbbare chromatische Körner oder Bläschen aus sich entstehen lässt. Es ist klar, dass die Abgabe dieser Substanzen nicht an den vollständigen Zerfall des Nucleolus gebunden ist, sondern dass er reife Chromatinkörner bei ruhigem Fortbestehen und Weiterfunction fortwährend an den Kern abgiebt; so zeigt z. B. Fig. 4, Tafel I, wie der Nucleolus einen Chromatinteil abgeschnürt hat, ohne im Geringsten dabei zu zerfallen und um die Nucleolen finden wir recht oft sehr regelmässige Chromatinkörnchen, die höchstwahrscheinlich aus ihm entstanden sind. An vielen Drüsenzellen lässt sich diese steetige Chromatinabgabe ganz eindeutig verfolgen. Jedoch tritt eben bei Zerfall des Nucleolus seine Tätigkeit ganz besonders augenfällig zu Tage. Diese, aus dem Nucleolus entstandenen, dichten Chromatinkörner verteilen sich im Kerne und zerfallen selbst wieder zu kleineren Körnchen oder Bläschen, die, zu feinen Fasern gruppiert, sich weiter ausbreiten. Falls der Nucleolus zerfallen war, bildet sich wiederum ein neuer.

Alle diese Processe werden wir in der nächsten Periode durch viel deutlichere Structuren bestätigt finden. Dieselbe können

wir, zur Unterscheidung von der kurzen Wachstumsperiode der Ovocyten vor der Verschmelzung, als die zweite Wachstumsperiode bezeichnen. In dieser wächst das Ei, vor der Dotterbildung, noch um ein vielfaches heran (vergl. Fig. 63, Tafel III mit Fig. 71 derselben Tafel) und wird auch während der Dotterbildung noch stark vergrössert.

Zu Ende der Verschmelzung zeigte das Keimbläschen eine ziemliche Wirrnis in seiner Structur und enthielt eine Menge grosser chromatischer Schollen als Reste von zerstückelten Nucleolen (Fig. 30, Tafel I). Diese Schollen geben nun Chromatinkörnern Entstehung, die sich ziemlich regelmässig auf dem Kerngerüste verteilen und ein sehr dichtes chromatisches Geflecht ergeben. Zugleich hat sich wiederum ein neuer Nucleolus gebildet (Fig. 43, Tafel II).

In der nächsten Etape (Fig. 44, Tafel II) finden wir den Kern etwas vergrössert, wie auch das Ei um ein beträchtliches Stück gewachsen ist (vergl. Fig. 65, Tafel III mit Fig. 63, Tafel III). Das Kerngerüst dagegen ist ein viel spärlicheres geworden. Es sind nur mehr wenige dichtere chromatische Körnchen vorhanden, dafür viel feine Fädchen, die aus aneinander gereihten kleineren Bläschen zusammengesetzt sind. Der Nucleolus weist einen stark chromatischen Teil auf, welcher, wie der ganze Nucleolus des vorhergehenden Stadiums, aus einer Reihe von dichten Körnern und Bläschen besteht, die um eine hellere Vacuole gelagert sind. Diese Partie liegt polar einem viel grösseren, schwächer färbbaren Gebilde aufgelagert (Fig. 33, Tafel I). Eine Erklärung dieser Structur werde ich im allgemeinen Teile versuchen.

Die Umwandlung des Chromatins ist im folgenden Stadium (Fig. 45, Tafel II) noch weiter vorgeschritten und wir finden dort gar keine Chromatinkörner der früheren, dichten Structur mehr, sondern nur die kleinsten Bläschen, die sich optisch zu mehr oder weniger unterbrochenen Fädchen auf dem Kernnetze gruppieren. Zur Bildung einer neuen Chromatingeneration, giebt der Nucleolus sein Chromatin an den Kern ab, um nachträglich vollständig zu zerfallen. In oben citierter Figur sehen wir, wie in der polaren, dichteren Partie des Nucleolus die einzelnen Bläschen sich voneinander lockern und aus dem Verbande austreten (noch besser auf dem nächsten Schnitt durch den Nucleolus sichtbar, Fig. 46, Tafel II). Zu einem sehr grossen Teile haben sie sich schon in dem Kernnetze verbreitet. Die zweite Partie des Nucleolus

ist aber ebenfalls sehr chromatisch geworden, wenn auch etwas schwächer, wie die andere, und auch sie beginnt mit der Abgabe ihrer färbbaren Stoffe, wie man an dem unteren Teile des Nucleolus in der Figur 45 und 46 leicht ersehen kann. (Ein ganzes Ei dieses Stadiums ist bei halber Vergrösserung, wie Figur 45, in Figur 73, Tafel III, wiedergegeben).

Diese Chromatinausscheidung schreitet nun weiter fort, sodass in der nächsten Epoche (Fig. 47, Tafel II) von dem Nucleolus nurmehr eine grosse, scharf umschriebene, ungefärbte Kugel zurückbleibt. Alles Chromatin hat sich in Gestalt grösserer, regelmässiger Kugeln und Körner auf dem Kernnetze ausgebreitet und nur ein geringer Teil haftet dem Restkörper an, als ein gelockerter chromatischer Knäuel.

Bei dem nächsten Stadium, welches die Figuren 48 und 49, Tafel II, in aufeinanderfolgenden Schnitten wiedergeben, finden wir die ungefärbte Kugel völlig frei (Fig. 48) und daneben (Fig. 49), zwei Gebilde aus kleinsten chromatischen Bläschen, wie solche durch die letzte Umbildung des Chromatins im Kernnetze entstehen (vergl. Seite 20). Dieselben entsprechen offenbar dem weiter umgebildeten chromatischen Knäuel der Figur 49.

Die Chromatinverminderung in dieser Wachstumsperiode steht wahrscheinlich mit den Vorgängen im Plasma im Zusammenhang und dürfte vielleicht durch diese direct begründet sein.

Gleich zu Beginn der Wachstumsperiode, sobald sich die Structur des Keimbläschens geordnet hat, und ein Nucleolus sich gebildet, sehen wir, wie um den Kern eine plasmatische Zone sich abzuscheiden beginnt, die eine viel regelmässigere, wabige Structur aufweist, wie das übrige Plasma, das durch Verschmelzung der Ovocyten entstanden war und einen mehr zerfaserten Eindruck macht. Ausserdem unterscheidet sich die um den Kern gelegene Partie in der Färbung von der peripheren (Fig. 63, Tafel III und Fig. 43, Taf. II). Diese centrale Zone wächst nun immer mehr heran, das alte Plasma vor sich herdrängend (Fig. 32, Tafel I, Fig. 65 und 71, Taf. III). Ich will diese Zone um den Kern als Wachstumszone bezeichnen, da sie offenbar einen Zuwachs und eine Neubildung an plasmatischen Stoffen darstellt.

Der oben beschriebene Structurunterschied zwischen der centralen Plasmapartie und der peripheren, das Fehlen eines innigen Zusammenhanges zwischen beiden, bringt es mit sich, dass oft bei Fixation diese zwei Teile sich voneinander trennen

und eine Kluft zwischen ihnen entsteht (Fig. 43 Tafel II, Fig. 65 Tafel III und Fig. 32 Tafel I), aber auch bei der für Plasmastructuren besten Fixation, bei der absolut kein Abreissen stattfindet (z. B. Fig. 71, Tafel III), ist die centrale Zone scharf umschrieben und augenfällig von der anderen zu erkennen.

Kurz vor der Dotterbildung sehen wir wie die Wachstumszone mit einer Unmenge regelmässig conturierter, kugeliger Körnchen angefüllt wird, die sich mit Carmin nach Mayer intensiv und durchsichtig rot tingieren (Fig. 71, Tafel III), mit Haemalaun-Eosin ebenfalls rot (Fig. 72, Tafel III) und mit Safranin-Gentiana-Lichtgrün leuchtend grün. Durch Eisenhaematoxylin werden sie zum Unterschiede des reifen Dotters, der intensiv schwarz wird, nicht gefärbt.

Gleichzeitig mit der weiteren Vergrösserung der Wachstumszone, füllen diese Körnchen, das periphere Plasma zu einer immer dünner werdenden Schicht zusammendrängend, den weitaus grössten Teil des Eies an (Fig. 72, Tafel III). (Diese plasmatische Zone ist manchmal auch im fixierten Präparate noch so regelmässig, dass die Körnchen wie auf Strahlen angeordnet erscheinen.) Die ersten grösseren Körnchen, welche dann sicher als Dotterkörnchen anzusprechen sind, bilden sich steets am äussersten Rande. Da nun optisch eine continuierliche Reihe zwischen den grossen Dotterkörnchen, die peripher in dem Eie gelagert sind, bis zu den kleinen Körnern um den Kern besteht, ist es schwer zu sagen, ob diese letzteren sich direct in die Dotterkügelchen verwandeln oder noch aufgelöst werden, während die Dotterkügelchen entstehen. Die Bilder dieser Stadien würden das erstere äusserst wahrscheinlich machen (der Unterschied in der Färbbarkeit mit Eisenhæmatoxylin würde dann nur in einer chemischen Aenderung der kleinen Körnchen zum fertigen Dotter gegeben sein, was ja, so wie so, etwas sehr naheliegendes wäre). Doch lässt sich eine absolute Sicherheit hierin nicht erzielen; dass aber diese Körnchen, die in der Wachstumszone direct zum Beginn der Dotterbildung erscheinen, mit letzterer in unmittelbarem physiologischem Zusammenhange stehen müssen, ist ohne Zweifel.

Die Dotterbildung schreitet sodann, unter Aufbrauch der plasmatischen Substanzen, vom Rande aus gegen den Kern weiter, sodass in mittleren Stadien derselben (z. B. bei Auflösung des ersten Keimbläschennucleolus) eine Zone zu unterscheiden ist, die noch weniger davon berührt wird (Fig. 73 Tafel III und

Fig. 48 Tafel II). Diese Zone, die zumeist bei der Fixation abreist, da sie zum Unterschiede der Randpartie noch dichteres Plasma besitzt, ist selbstverständlich zu unterscheiden von der Wachstumszone jüngerer Stadien, wie z. B. auf Fig. 65, Tafel III. Sie stellt natürlich nurmehr einen geringen Teil der ganzen Wachstumszone dar, es sei denn der Fall, dass es sich sogar um eine in der Zwischenzeit neu gebildete Partie handeln sollte.

In weiteren Stadien, z. B. der Neubildung des zweiten Keimbläschennucleolus (Fig. 51 Tafel II und Fig. 74 Tafel III), ist die Dotterbildung so weit vorgeschritten, dass alles Plasma bis zur Kernmembran sich umwandelt. Die Dotterkörnchen wachsen noch weiter heran, bis fast gar nichts mehr von dem Plasma, wie ganz spärliche, kaum sichtbare Reste übrig bleiben, denen keine grosse Bedeutung mehr zukommen kann. Dieser Process ist bis zum Verfall des zweiten Keimbläschennucleolus vollständig beendet (vergl. Fig. 88 und 89, Tafel V), sodass man sagen kann, dass auf diesem Stadium sich alle ausserhalb des Kernes gelegenen Substanzen, bis auf ganz geringe Spuren, die um die Dotterkörnchen verlaufen, sich in deutoplasmatische Stoffe verwandelt haben und ausserhalb des Kernes keine Veränderung mehr stattfinden kann, bis der Dotter wieder aufgelöst werden wird.

Kehren wir nun, nachdem wir das Plasma erledigt haben, zu dem Kerne zurück. Die letzte Periode endete mit dem Verfall des Nucleolus; es wird nun die Aufgabe des Kernes sein müssen, wiederum einen neuen zu bilden, der also zum zweiten Keimbläschennucleolus wird. Dieser Process lässt sich nunmehr auf diesem Stadium, der Grösse und Uebersichtlichkeit der Elemente wegen, leicht verfolgen und ist geeignet, uns, in morphologischer Beziehung, vollständige Klarheit über die Entstehung des Nucleolus zu verschaffen.

In Figur 51 Tafel II sieht man, wie das Kernnetz unter Strahlung zuzammengezogen ist (dieselbe ist bei schwächerer Vergrösserung, da man dann mehr optische Schichten zugleich überblickt, noch viel auffälliger) und im Mittelpunkte dicht zusammengepresst, ohne aber von seiner reticulären Structur etwas einzubüssen. Dieser, im fixierten Präparate verdichtete Teil des Kernnetzes stellt den neuen Nucleolus dar. (Eine ausführlichere Deutung des Vorganges werde ich im allgemeinen Teile geben.) Nun wird auch auf einmal verständlich, was in ihrer Entstehungsweise, ja in ihren Wesen selbst begründet wird, warum die jungen

Nucleolen in ihrem Innern ein Kernnetz aufweisen, und umgekehrt ist dieses Vorhandensein eines Kernreticulums für die Nucleolen der verschiedenen Generationen ein Beweis, dass sie alle aus einem Teil des Kernnetzes entstanden sind, wiewohl man auch a priori annehmen wird, dass sie sämmtliche eine principiell einheitliche Bildungsweise haben werden. Als Vergleich habe ich in Fig. 51 a, Tafel II, unter gleicher Vergrösserung, eine Ovocyte wiedergegeben, deren Nucleolus auf ungefähr dem entsprechenden Stadium (nur ein wenig mehr vorgeschritten), wie derjenige der Fig. 51, steht.

Da wir nun aus den vorhergehenden Capiteln erkennen konnten, dass das aus dem Nucleolus entstandene Chromatin durch seinen Zerfall das Kernreticulum liefert (feinste Fasern mit den kleinsten chromatischen Bläschen), und wir nunmehr dieses Kernreticulum in die Bildung des Nucleolus eingehen sehen, so ergiebt sich, dass die chromatischen Umwandlungen durch den Nucleolus wieder rückläufig gemacht werden, wie ich oben, bei der Durchnahme der chromatischen Veränderungen in Kerne, anführte.

So jung aber auch der Nucleolus der Figur 51 sein muss, so hat er doch schon seine Thätigkeit begonnen, indem er nach dem einen Pole, allerdings noch recht wenige, blassfärbbare, chromatische Vacuolen abschied (in Fig. 50 ist der vorhergehende Nucleolusanschnitt, der diesen dünnen Saum zeigt, wiedergegeben), während sein grösster Teil, nach der anderen Richtung gegen den Kern noch vollständig frei ist (Fig. 52, welche den auf Fig. 51 folgenden Schnitt zeigt).

Bezüglich der Fig. 51 muss ich folgende Berichtigung geben; die kleinen Körnchen auf dem Kernnetze wurden mit dem Zeichenapparat eingezeichnet. Um den Faserverlauf der Strahlung verfolgen zu können, musste bei der starken Vergrösserung die Micrometerschraube verändert werden und hierdurch wurden die Körnchen mehrerer optischen Schichten eingezeichnet, sodass die Structur im Kerne zu dicht ist. Die folgende Fig. 52, bei deren Zeichnung die Micrometerschraube nicht verstellt wurde, giebt für das Kerngerüst die richtigen Verhältnisse.

Die Entwicklung des Nucleolus geschieht, indem er immer mehr chromatische Vacuolen abscheidet, sodass die polare Schicht derselben, sowohl an Breite wie an Umfang zunimmt, wie Fig. 53, Tafel II darstellt. Zugleich umgreift sie, an Dicke gegen die eine

Seite stark abnehmend, den ganzen Nucleolus, sodass sein Gerüstwerk membranartig durch sie gegen dasjenige des Kernes abgeschlossen wird, wahrscheinlich aber ohne dadurch den Zusammenhang mit letzterem aufzugeben. (Dass ein Teil der grossen Vacuole im Nucleolus den chromatisehen Saum etwas vorwölbt, während dafür ein Teil des Kernreticulums sich einstülpt, wird wohl durch eine Strömung bei der Fixation erfolgt sein. Es macht uns aber gerade das zuletzt besprochene plausibler. Im allgemeinen Teile werde ich auf diese Frage noch näher eingehen). Auf Fig. 54, Tafel II, ist die Bildungstätigkeit weiter fortgeschritten und der ganze Nucleolus ist jetzt von einer dickeren Schicht von chromatischen Vacuolen umgeben, während durch die Bildung derselben die innere Vacuole verkleinert wurde. (Einen ganzen Kern in diesem Stadium giebt bei halber Vergrösserung Fig. 74, Tafel III wieder.)

Endlich stellt Fig. 55, Tafel II (Carmin nach Mayer) einen reifen Nucleolus dar. Die innere Vacuole ist hier völlig zurückgebildet und der ganze Nucleolus in intensiv chromatische Vacuolen abgeteilt, von denen besonders ein polargelegener Teil so dicht imprägniert wurde, dass sie sich in völlig compact aussehende Körner verwandelten. Mit Eisenhaematoxylin färbt sich solch ein Nucleolus undurchsichtig schwarz und man kann eine weitere Structur an diesen Präparaten nicht mehr erkennen (Fig. 86, Tafel V). Das Kernnetz ist auf diesem Stadium vollständig frei von Resten dichterer chromatischer Structur oder gar von solchen des alten Nucleolus, alle sind zu den kleinsten Kügelchen zerfallen und der Kern weist demgemäss ein sehr regelmässiges Wabenwerk auf, nur von den winzigen chromatischen Bläschen durchsetzt (wie auf Fig. 56 Tafel II und Fig. 86, 88, 89 Tafel V zu ersehen ist). Infolgedessen werden wir nach all'dem, was wir schon gesehen haben, erwarten können, dass der Nucleolus sein Chromatin an den Kern abgiebt. Dieses tritt auch in der That ein, wie die Figuren 56 und 57 Tafel II und die Figuren 88, 87 und 89 Tafel V zeigen, und zwar wird das Chromatin polar aus dem Nucleolus ausgestossen, teils als unabhängige Körner, welche dann weiter zerfallen (Fig. 88 und 87, die den folgenden Schnitt wiedergiebt), teils mehr zusammenhängend, sodass es aussieht, als entspränge eine lange Schleife dem Nucleolus (Fig. 56, 57, Tafel II, und Fig. 89, Tafel V). Diese Schleife verbreitet sich im Kerne bald mehr spiremartig aussehend (Fig. 89), bald mehr, offenbar

durch teilweisen Zerfall, den Eindruck einzelner chromatischer Fäden erweckend (Fig. 90). Sie verschwindet sehr rasch, indem die grösseren Bläschen sich in kleinere aufteilen, die wiederum die kleinsten Bläschen der letzten chromatischen Etape ergeben, wie man es auf Figur 56 Tafel II sehen kann. Manchmal erfolgt dieser Zerfall so plötzlich, dass die Schleife unmittelbar nach ihrem Austritt aus dem Nucleolus aufgelöst wird (Fig. 91 und 92, Tafel V). (Mit ähnlichen Vorgängen werden wir es wohl auch bei Fig. 47 und 49, Tafel II zu tun haben.) An diesen Präparaten kann man ausserdem besonders deutlich erkennen, dass aus dem zerfallenden Chromatin nicht allein die kleinsten Bläschen, die sich auf den Vacuolenwänden verteilen, entstehen, sondern auch die Vacuolen selbst. Während wir also bei der Bildung des Nucleolus eine Mitverwendung, einen Verbrauch an Grundwabenwerk hatten, finden wir hier eine Neubildung von solchem.

An Stelle des Nucleolus bleibt eine scharf umschriebene, unfärbbare Kugel zurück, wie eine solche auch beim Zerfall des Nucleolus des letzten Stadiums entstand. Auf einigen seltenen Bildern, wie z. B. auf Figur 92, Tafel V, kann man erkennen, dass diese nicht aus einer total homogenen Masse besteht, sondern aus einzelnen Bläschen oder Kügelchen, die allerdings unter sich vollständig gleichartig sind und frei von jeglicher Incrustation, auch den Zusammenhang mit dem Kernnetze völlig verloren haben. Diese Kugel wird, wie ich beobachten konnte, aus dem Kerne ausgestossen. Möglicherweise kann sie auch in anderen Fällen im Kerne aufgelöst werden, wofür ich jedoch keine Bilder vorfand.

Da das Chromatin, welches der Nucleolus abgegeben hatte, einem sofortigen Zerfalle anheimfiel, erhalten wir demgemäss als nächstes Stadium Kerne, in denen, ausser dem Grundwabenwerke mit den kleinsten Bläschen, absolut nichts mehr zu erkennen ist, wie Figur 58, Tafel II einen solchen Kern wiedergiebt. Dieses Grundwabenwerk ist ziemlich dicht, und mit den Chromatinbläschen letzter Etape stark beladen, wie es nach Auflösung der grossen Chromatinmenge zu erwarten ist.

Der dritte, und nunmehr letzte Keimbläschennucleolus wird sich infolgedessen, in Anbetracht des vielen Materiales sehr rasch bilden können und dies dürfte wohl der Grund sein, warum er sich etwas abweichend von seinen beiden Vorgängern aufbaut. Das Kernnetz wird nicht nach einem einzigen Punkte zusammengezogen, sondern nach mehreren zugleich und giebt auf diese

Weise Entstehung mehreren Teilnucleolen, die ein jeder die Gestalt eines selbständigen Nucleolus aufweisen (Fig. 60 und Fig. 59, Tafel II, welche die beiden vorhergehenden Schnitte der Fig. 60 wiedergiebt). Diese Teilnucleolen entwickeln sich aber in demselben Kernbezirke, der in den beobachteten Fällen immer etwas peripher lag, und bleiben bis zu ihrer Reife zusammen, einen traubenförmigen Gesamtnucleolus bildend, der also, als zusammengesetzter Nucleolus, eine andere morphologische Wertigkeit, wie die Nucleolen der beiden vorhergehenden Perioden hat.

In Figur 60 Tafel II ist der Nucleolus in seiner ersten Anlage begriffen, an zwei Stellen sieht nur das Reticulum wie verdichtet aus, ohne schon zu einem Nucleolus abgegrenzt zu sein, die bereits differencierten Teilnucleolen haben nur wenig Chromatin gebildet. Dagegen ist in Figur 61 Tafel II die Entwicklung schon weiter vorgeschritten; wir sehen auf dieser Figur, wie jeder Nucleolusteil central seine grosse, helle Vacuole besitzt, ringsherum den Saum stark chromatischer Bläschen, ein jeder also einem ganzen Nucleolus, wie z. B. in der Figur 43, Tafel II, entspricht.

Dass diesem Unterschiede zwischen den letzten und den beiden ersten Keimbläschennucleolen kein besonderer Wert zukommen würde, sondern dass derselbe lediglich durch die verschiedenen Bedingungen (Anreicherung des Bildungsmateriales), unter denen sie entstehen, hervorgerufen sein dürfte, würden uns die Befunde bei den Ovocyten vor der Verschmelzungsperiode wahrscheinlich machen. Bei diesen finden wir in derselben Periode nebeneinander die zwei Formen von Nucleolen, sowohl die einfachen (Fig. 3, 4, 10, Tafel I), wie die zusammengesetzten (Fig. 11 und 12, Tafel I). Besonders der noch nicht reife Nucleolus der Figur 11, bei dem jeder Teil innen die grosse Vacuole zeigt, sieht demjenigen der Figur 61, Tafel II äusserst ähnlich. Es kann sich nun bei diesen Ovocyten um keinen Unterschied in der physiologischen Wertigkeit und der Aufgabe der Nucleolen handeln, und demgemäss würde dasselbe auch für die Keimbläschennucleolen der verschiedenen Etapen der Fall sein.

Der in Figur 61, Tafel II, wiedergegebene Nucleolus, hat aber noch nicht die definitive Grösse erreicht, sondern muss noch weiter heranwachsen, wie aus den Bildern, welche den Zerfall des Nucleolus zeigen, hervorgeht. Doch lagen die Stadien mit grösserem, noch unzerfallendem Nucleolus in meinem Materiale nicht vor, was natürlich belanglos ist.

Was die Structur des Kernes des eben besprochenen Nucleolus-Stadiums anbetrifft, so ist dieselbe so fein, dass man ihr auch bei stärkster Vergrösserung keine besondere Form zuschreiben kann. Der ganze Kern färbt sich bei Haemalaun-Eosinfärbung durchsichtig bläulich und sieht völlig homogen aus.

Dahingegen finden wir in dem nächsten Stadium (Fig. 62, Tafel II) den ganzen Kern angefüllt mit regelmässig conturierten Kügelchen, die sich intensiv violett färben und dasselbe Aussehen besitzen, wie das aus dem Nucleolus entstandene Chromatin der vorhergehenden Perioden. Nur ist seine Menge (entsprechend der Masse der zerfallenen Nucleolen) so gross, dass es nicht die Gestalt eines den Kern durchziehenden, mehr oder minder dichten Flechtwerkes hat, sondern ganz regelmässig den Kern anfüllen muss. Von den Teilnucleolen haben die peripher gelegenen ihr Chromatin abgegeben und bestehen nur noch aus einer völlig durchsichtigen, fast ungefärbten Kugel. Es ist naturgemäss, dass die peripher gelegenen Nucleolen, welche die anderen umschlossen, zuerst zerfallen, und aus Analogie mit den vorhergehenden Stadien, müssen wir annehmen, dass dieser Process weiter schreiten wird und die im Stadium der Figur 62 noch übrig gebliebenen Nucleolen ebenfalls zerfallen werden, zumal in der jüngsten Spindelanlage (Fig. 75 und 76, Tafel IV) keine Spur mehr von ihnen vorhanden ist.

Die nächsten Stadien, die ich finden konnte, stellen schon die Reifespindel dar und zwar Fig. 75 und 76, Tafel IV (aufeinanderfolgende Schnitte) die jüngste Anlage derselben, bei welcher der Kern noch wenig gestreckt und die Sphæren kaum ausgewachsen sind. Ueber die Veränderungen, welche zwischen dem vorher beobachteten Stadium (Fig. 62, Tafel II) und der Spindelbildung vor sich gehen werden, können wir nur folgendes erschliessen: Das dem Nucleolus entstammende Chromatin wird sich zu einem Teile, wie wir in den anderen Perioden der Ovogenese gesehen haben, umwandeln und hierdurch schliesslich wiederum ein Grundwabenwerk mit den kleinsten Bläschen bilden. In der That bestehen die Sphæren aus einem Waben- oder Schaumwerke und die Fasern, welche aus ihm entstehen und in die es kontinuierlich übergeht, weisen aneinandergereiht die winzigen Bläschen auf, die wir als eines der Umbauprodukte des Chromatins erkannt haben. Ein anderer Teil des Chromatins wird in die Bildung der Chromosome einbezogen werden.

Die genaue Entstehung der Spindel selbst habe ich leider bisher nicht feststellen können, denn, wie das für diese Bildung wohl immer der Fall ist, sind die Zwischenstadien schwer zu erhalten. Dieser Process muss im Verhältnis zu den anderen Vorgängen der Eientwicklung äusserst rasch erfolgen, weswegen man so wenig Chance hat, eine Serie verschiedener Bilder zu erhalten. Dieselben Gründe dürften auch dafür maassgebend sein, dass ich von der Entwicklung und dem Zerfall des letzten Nucleolus so wenig Stadien habe, während man eine Menge Bilder für die Entleerung des zweiten Nucleolus der zweiten Wachstumsperiode und wiederum eine Menge in der Entwicklung fortgeschrittener Reifespindeln findet.

In der Spindel der Figur 75 und 76 sind die chromatischen Körnchen, welche die Chromosome bilden werden, auf einzelnen Spindelfasern aneinandergereiht. Dieses Verhalten, welches wohl im Mechanismus der Spindelbildung seine Erklärung findet, ist nur ein vorübergehendes.

In älteren Spindeln, deren Centrosphæren und periphere Fasern sich schon mehr in dem Eie ausgebreitet haben, zeigen die übriggebliebenen stark chromatischen Körner nicht mehr diese Anreihung zu Fädchen oder Stäbchen, sondern sie haben sich voneinander getrennt und werden æquatorial angehäuft. Die Figuren 77 bis 83, Tafel IV, stellen eine solche Spindel in aufeinanderfolgenden Schnitten dar. Figur 79 und 80 zeigt die deutlich voneinander getrennten Chromosomenkörnchen (Chromiolen), welche sich teilweise schon in einzelne Gruppen abzusondern beginnen. Auf Fig. 81 sehen wir, wie ein Teil der einen Centrosphære und der peripheren Spindel in das Ei ausgewachsen ist und gleichsam ein Gitterwerk um die Centralspindel bildet, ferner erkennt man an Figur 83 sehr schön, wie ein Teil dieser auswachsenden Partie in ihrem Verlauf, oder in einer Strömung bei der Fixation, von einer Gruppe von Dotterkörnchen aufgehalten wird und sich um dieselbe herumschlängelt.

In noch weiter entwickelten Spindeln sehen wir, dass die Chromosomenkörnchen sich nunmehr zu richtigen Chromosomen vereinigt haben, nämlich zu längeren, compacteren Stäbchen, die stets paarweise nebeneinander liegen, und an denen ihre Zusammensetzung aus einzelnen Körnchen noch deutlich erkennbar ist (Fig. 84).

An solchen Spindeln kann man auch den Mechanismus der Spindelexpulsion erschliessen. Würden beide Centrosphæren vollständig gleich arbeiten, so könnte es nie zu einer Ausstossung der Richtungskörper kommen. Dagegen wächst nur die eine Sphære von der Spindel weg gegen die Eiperipherie und etwas seitlich, die Spindel also nach der entgegengesetzten Richtung drängend, die andere Sphære erstreckt sich fast gar nicht gegen die Peripherie, in dieser Richtung nur eine kleine Spitze bildend, die gleichsam als Brecher dazu dienen kann, die Dotterkörnchen beiseite zu schieben und der Bewegung also förderlich ist. Dagegen dehnt sich ihre Hauptmasse der Spindel entlang gegen den Spindelæquator und darüber hinweg aus, sodass sie in demselben Sinne und Richtung, wie die andere Centrosphære, arbeitet und die Thätigkeit beider sich summieren.

Schon von diesem Stadium an beginnt die Auflösung und Nutzbarmachung des Dotters, und zwar geht diese unter dem Einflusse der Spindel vor sich. Man sieht an derjenigen Stelle, wo die eine Centrosphaere am meisten gegen die Peripherie des Eies hinarbeitet, wie die Dotterkörnchen, die sonst überall kugelrund und regelmässig conturiert bleiben, sich ausbuchten, in die Länge fliessen und zerfallen, während um sie herum wie ein blassgefärbter, weisslicher Schaum entsteht, der nichts als eine Neubildung plasmatischer Substanzen sein kann (Fig. 85, Tafel IV).

Von diesem Stadium der Spindel ab, erfolgt keine weitere Veränderung des Eies im Muttertiere mehr, sondern es ist nunmehr reif abgelegt zu werden, sodass also hiermit die Ovogenese abschliesst.

Nur eines habe ich noch nachzuholen: Wir hatten oben schon gesehen, dass nach beendigter Verschmelzung das Ei aus dem Ovarialverbande austritt und ihm nur noch eine Zeitlang anliegt; in späteren Stadien befindet es sich jedoch vollständig frei in der Leibeshöhle. Dieses gilt nun unbedingt für die Eier mit reifem Dotter, für die in dem elften Segmente höchstenfalls für zwei Stück Platz vorhanden ist, sodass in denjenigen Fällen, in welchen noch mehr Eier vorkommen, diese durch die Dissepimente durchbrechen müssen, und in die nächst zurückliegenden Segmente (meist ein Stück in jedes Segment) zu liegen kommen. Ich habe oft vier Eier mit entwickeltem Dotter in den Tieren vorgefunden. Es ist nun interessant, dass, obwohl diese letzteren Eier, der Bildungsweise im Ovar gemäss, unmöglich gleichalterig

sein können, sie dennoch steets auf dem genau gleichen Stadium stehen, was nur durch eine Correlation des Eies mit dem Muttertiere erklärlich wird. War z. B. in dem einen Eie ein junger (zweiter) Keimbläschennucleolus vorhanden, so stand in allen übrigen der Nucleolus auf demselben Stadium, oder war der Nucleolus in Abgabe seines Chromatins begriffen (wie z. B. in Fig. 89), so galt dies für alle dotterenthaltenden Eier des Tieres. Oder war in dem einen die Reifespindel ausgebildet, so war dies auch für alle anderen der Fall, und zwar hatten sämtliche Spindeln den genau gleichen Entwicklungsgrad, entweder Anlage (wie in Fig. 75), oder Spindel mit unfertigen Chromosomen (wie Fig. 79) oder mit abgeschlossener Chromosomenbildung (wie in Fig. 84).

Diese an und für sich sehr interessante Tatsache war für die Untersuchung der Ovogenese weniger angenehm, da in jedem Tiere, das überhaupt reifere Eier enthält, natürlich immer nur ein einziges Stadium zu finden ist, wenn auch verhältnismässig noch so viel Eier vorhanden sind.

Auch die Ablage der Eier kann man ohne eine Correlation mit dem ganzen Organismus nicht erklären, denn abgesehen davon, dass diese unbedingt nötig ist, damit das Ei auf dem richtigen Stadium abgelegt wird, weder zu früh noch zu spät — sehen die Veränderungen an den Chromosomen, um die es sich nurmehr handelt, doch so unscheinbar aus — ist es anders unbegreiflich, wie die mehrere Segmente zurückliegenden Eier wieder nach vorn durch die Dissepimente hindurchwandern, um die so geringen Oeffnungen im elften Segmente zu finden. Dass die grossen Eier, wenn einmal dabei angelangt, die enge Genitalöffnung durchpassieren, ist dagegen leicht verständlich, denn wir haben schon gesehen, dass ausser den Dotterkügelchen und flüssigen Substanzen nur Spuren compacterer Stoffe vorkommen, sodass die Dotterkörnchen leicht gegeneinander verschiebbar sein müssen, und die Eier ohne Schaden an jeder beliebigen Stelle stark sich einschnüren lassen. Ein solches Ei kann also dementsprechend überall direct durchfliessen, wo nur die Richtungsspindel, die ihren dichtesten Teil vorstellt, durchkommt. (Durch Dissepimente stark eingeschürte Eier kann man beim Durchwandern durch dieselben auch öfters sehen).

MÜNCHEN, Juli 1912.